



**You have downloaded a document from
RE-BUS
repository of the University of Silesia in Katowice**

Title: Czy znamy wszystkie uwarunkowania funkcji mikroorganizmów w ekosystemach lądowych

Author: Lesław Badura

Citation style: Badura Lesław. (2004). Czy znamy wszystkie uwarunkowania funkcji mikroorganizmów w ekosystemach lądowych. "Kosmos" (T. 53, nr 3/4 (2004), s. 373-379).



Uznanie autorstwa - Użycie niekomercyjne - Bez utworów zależnych Polska - Licencja ta zezwala na rozpowszechnianie, przedstawianie i wykonywanie utworu jedynie w celach niekomercyjnych oraz pod warunkiem zachowania go w oryginalnej postaci (nie tworzenia utworów zależnych).



UNIwersYTET ŚLĄSKI
W KATOWICACH



Biblioteka
Uniwersytetu Śląskiego



Ministerstwo Nauki
i Szkolnictwa Wyższego

LESŁAW BADURA
Jordana 27/6
40-043 Katowice
e-mail: lbadura@us.edu.pl

Motto:

*„Błędy to droga
do prawdy”*

Fiodor Dostojewski

CZY ZNAMY WSZYSTKIE UWARUNKOWANIA FUNKCJI MIKROORGANIZMÓW W EKOSYSTEMACH LĄDOWYCH?

Od czasów pierwszych odkrywców drobnoustrojów, L. Pasteura i R. Kocha, mikrobiologia lekarska rozwinęła się tak wspaniale i szybko, że ludzkość zapomniała już czym są wielkie endemie i jakie skutki wywołują mikroorganizmy chorobotwórcze. Inny rozmiar i tempo miały natomiast badania zapoczątkowane przez S. Winogradskiego nad mikroorganizmami środowisk przyrodniczych. Tu zawsze na pierwszym miejscu wysuwały się problemy związane nie tyle z wiedzą abstrakcyjną, nie tyle ze zdrowotnością człowieka, ile z bezpośrednimi dla niego korzyściami, wynikającymi z rolniczej oraz przemysłowej działalności. I o ile względnie dobrze już poznaliśmy procesy przemian chemicznych – rozkładu i przeobrażeń substancji organicznej i nieorganicznej, w tym związków azotowych, oraz biorących w tych przemianach mikroorganizmów, a więc procesach, które można bez kłopotów śledzić *in vitro*, to nadal mamy bardzo skąpą jeszcze wiedzę o funkcji tych mikroorganizmów w ich naturalnych środowiskach, o współzależnościach pomiędzy nimi a środowiskiem abiotycznym, współzależnościach pomiędzy nimi samymi i wreszcie pomiędzy nimi a organizmami roślinnymi. Wynika to z prostego faktu, iż takie badania prowadzone *in vivo* są obarczone

nieprzewidywalnymi zależnościami przeróżnych czynników biologicznych i abiotycznych (BADURA 2003). Sprawę komplikuje jeszcze fakt, iż izolacja ze środowiska naturalnego – gleby czy wody, występujących w nich mikroorganizmów wymaga stosowania przeróżnych technik i podłoży, na których one będą chciały rosnąć i się rozmnażać. Dziś nawet nie możemy jednoznacznie powiedzieć ile właściwie gatunków bakterii i w jakiej liczbie występuje w jednym gramie gleby. Według niektórych autorów na stosowanych podłożach izoluje się zaledwie od 0,1 do 10% wszystkich występujących w glebie gatunków. Czym są więc pozostałe, nie izolowane organizmy, jaką pełnią one tam rolę?

Jeżeli przeanalizuje się schematy występowania mikroorganizmów w środowisku glebowym (Ryc. 1), to widać jednoznacznie, że ich sposób zasiedlania jest ściśle zależny od struktury glebowej i jest nadto związany z powierzchniowymi ładunkami koloidów glebowych (Ryc. 2). Bliższe analizy wskazują jeszcze na jeden warunkujący element (Ryc. 3). Otóż, w zależności od zawartości substancji odżywczej (związków organicznych) pojawiają się co najmniej dwie grupy mikroorganizmów. Pierwsza charakteryzuje się bardzo skąpyimi

wymaganiami odżywczymi – są to oligotrofy, natomiast druga grupa wymaga stosunkowo dużej ilości różnorodnej substancji odżywczej – są to organizmy eutroficzne, głównie bakterie Gram ujemne. Pierwsza grupa rozwija się

dy DE LEIJA i współaut. (1993) na dwie grupy: szybko rosnące r- strategii i wolno rosnące K- strategii, lub też określając wskaźnik bioróżnorodności Shanonna [$H = -\sum (p_i \times \log p_i)$], gdzie H jest współczynnikiem Shanonna, a p_i klasą

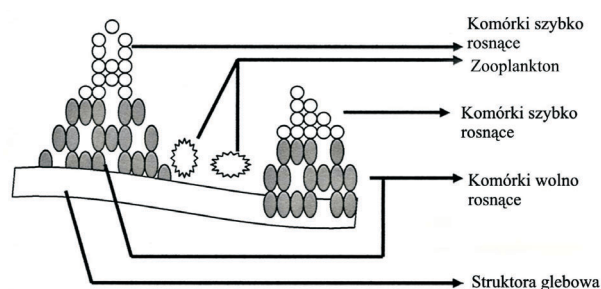


Ryc. 1. Zasiedlanie przez mikroorganizmy różnych glebowych struktur (wg HUANGA i współaut. 2002)

bardzo powoli i zasiedla w glebie te miejsca, do których dopływ substancji organicznej jest niewielki, względnie zasiedlają gleby z natury ubogie w związki organiczne lub wyjałowione przez złą gospodarkę; na izolacyjnych podłożach, o ile w ogóle wyrastają, to rozwijają się bardzo wolno. Grupę drugą stanowią organizmy szybko rozmnażające się i zasiedlające przestrzenie bogate w środki odżywcze, czego przykładem mogą być gleby żyzne, zasobne w

wiekową), względnie określając ich różnorodność fizjologiczną metodą FOR (HATTORI 1985).

Należy tu jednak podkreślić, że substancja organiczna gleby to nie tylko pokarm dla organizmów heterotroficznych, ale nadto substancja glebotwórcza warunkująca powstawanie i utrzymywanie określonych struktur glebowych, utrzymywanie określonych ładunków oraz sił sorpcyjnych. Substancja organiczna to

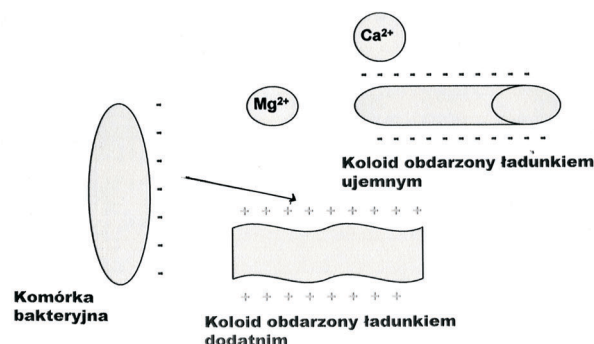


Ryc. 2. Typy wzrostu komórek bakterii na koloidach glebowych.

Komórki wolno rosnące przyczepione bezpośrednio do koloidów, komórki szybko rosnące rozmieszczone na komórkach wolno rosnących

związki organiczne; na podłożach sztucznych stosunkowo bogatych w substancje odżywcze pojawiają się one już po upływie 24 godzin.

Z ekologicznego punktu widzenia można także podzielić mikroorganizmy według meto-



Ryc. 3. Koloidy glebowe obdarzone różnymi ładunkami

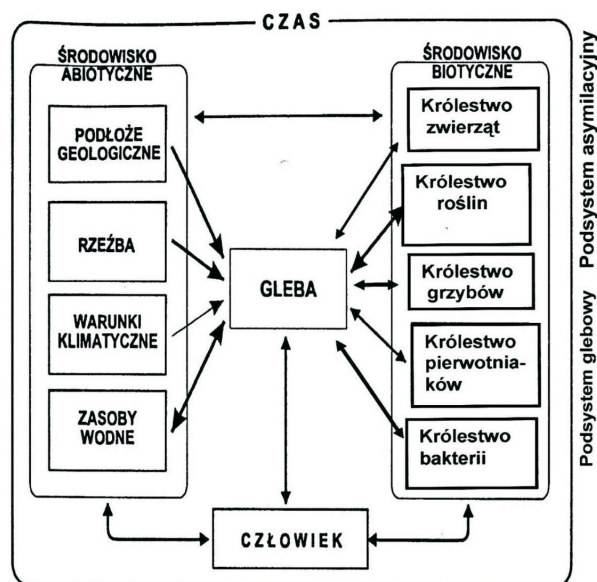
nie tylko bezpośredni substrat odżywczy, ale także zespół czynników (obecność ciał czynnych) mający wpływ na podziały komórkowe i na rozwój określonych grup mikroorganizmów oraz roślin. Przykładowo, jedna tylko z bakterii z rodzaju *Pseudomonas*, która licznie występuje w glebach, wydziela dziesiątki czyn-

nych biologicznie związków, takich jak hamujące rozwój różnych patogenów, na przykład cyjanowodór, metabolity antygrzybowe typu pyrrolnitriny (Prn) lub pyoluteoriny (Plt), czy też hormony roślinne stymulujące rozwój korzeni roślin.

Nie tylko te elementy decydują o zróżnicowaniu izolowanych gatunków. W glebach występuje cały szereg gatunków, których normalnie nie izoluje się z gleb, na przykład bakterii z klasy bakterii śluzowych (Myxobacterae). One są jednak też obecne w glebach. Izolowano je przecież wielokrotnie z gleb na specyficznych podłożach (KRZEMIENIOWSKA i BADURA 1954). Jaką rolę pełnią one w ekosystemach glebowych, poza, stwierdzoną ponad wszelką wątpliwość zdolnością do rozkładu celulozy? A gdzie są inne grupy bakterii choćby: z klasy Archaeobacteriae względnie Spirochaetae czy z rzędu Actinomycetales, Chlamydo bacteriales, czy nawet foto- i chemosyntetyzujących, a przecież w glebach olbrzymią rolę spełniają jeszcze sinice (Cyanophytae), względnie śluzowce (Myxomycetes), jak również zróżnicowane fizjologicznie i morfologicznie grzyby – makro i mikromycetes. Nadto w tym złożonym świecie występują jeszcze jednokomórkowce z klasy Protista nie wspominając już o nicieniach (Nematoda), dżdżownicach (Lumbricidae) i innych organizmach biorących udział nie tylko w procesach chemicznych przeobrażeń substancji organicznych, ale także w tworzeniu specyficznych układów różnych typów współzależności – symbioz z roślinami, jak ryzosfera czy mikoryza, czy też o charakterze patogennym. Nic więc dziwnego, że nie mogąc wyodrębnić wszystkich występujących w glebach organizmów i przypisać klasycznymi metodami do określonych gatunków, stosuje się coraz bardziej przemysłne metody zaczerpnięte z biochemii. Mianowicie, podejmuje się próby charakteryzowania mikroorganizmów bytujących w różnych środowiskach na podstawie analiz DNA, względnie RNA czy też analiz występowania określonych kwasów tłuszczowych, fosfolipidów (PLFA), względnie koenzymu Q czy nawet mureiny, składnika ściany komórkowej bakterii (FROSTEGARD i współaut. 1992, RHEIMS i współaut. 1996, HILL i współaut. 2000, KOZDRÓJ i VAN ELSAS 2000). Wszystkie te metody jedynie w przybliżeniu zbliżają nas do poznania i charakteryzowania występujących w glebach mikrobiocenoz, nic jednak nie mówią o ich roli, o ich fizjologicznych od-

działaniach na siebie, na glebę, i na rośliny. Nadal na podstawie tych badań nie możemy jeszcze zbudować jednoznacznego modelu ich roli w funkcjonowaniu ekosystemów (BADURA 2003).

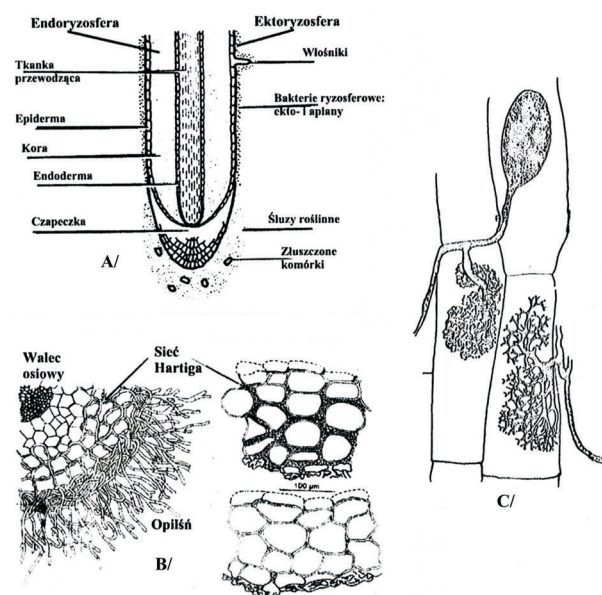
Na nasze wyobrażenia o funkcjonowaniu ekosystemów i roli mikroorganizmów w tych procesach niewątpliwie rzutują poglądy Justusa von Liebiga. Ten wybitny chemik i fizjolog roślin z końcem XIX w. wykazał jednoznacznie, że roślinom do życia potrzebne są tylko światło, woda, CO₂ oraz sole mineralne (makro- i mikroelementy). Dlatego też wprowadził, po raz pierwszy, nieorganiczne nawozy sztuczne. Ten pogląd, choć bardzo słuszny w odniesieniu do czystych doświadczeń laboratoryjnych, hodowli typu hydroponicznego, nie bardzo sprawdza się i nie w pełni pasuje do układów naturalnych, w których występuje zbyt wiele nieprzewidywalnych uwarunkowań ekologicznych. Gleba bowiem jest nie tylko podłożem, miejscem przyczepu roślin oraz rezerwuarem biogennych pierwiastków, ale także siedliskiem licznych organizmów współżyjących i wzajemnie się ochraniających (Ryc. 4). Powszechnie znane jest przecież zjawisko allelopatii (WÓJCIK-WOJTKOWIAK 1998).



Ryc. 4. Schemat współzależnych elementów odpowiedzialnych za struktury glebowe (wg SKIBY 2002)

Jednym też z elementów destrukcji, erozji gleby i spadku urodzajności jest pozbawianie jej, przez nieprzemysłną gospodarkę sub-

stancji organicznej z obecnymi w niej mikroorganizmami. Kuriozalne dziś wydają się poglądy niektórych rzeczników gospodarczych postulujących spalanie słomy dla celów energetycznych, zamiast jej kompostowania i wprowadzania do gleb, jak czyniono to ongiś, stanowi on przecież nie tylko zbiór pierwiastków biogennych czy substancji koloidalnej wiążącej mineralne elementy gleby, ale przede wszystkim jest rezerwuarem szybko rosnących i rozwijających się drobnoustrojów. Podobną rolę pełni prawdopodobnie przetworzona gnojowica, stosowana powszechnie jako nawóz azotowy, względnie osady komunalne wprowadzane do gleb po przefermentowaniu. A przecież w tych wszystkich organicznych substratach aż roi się od różnego typu mikroorganizmów autotroficznych i heterotroficznych, mikroorganizmów tlenowych i beztlenowych, jak również szybko, i wolno rosnących, wchodzących między innymi w struktury ryzosferowe, czy mikoryzowe (Ryc. 5).



Ryc. 5. Przykłady różnego typu symbioz mikroorganizmów z korzeniami roślinami: A. ryzosfera, B. ektomikoryza, C. endomikoryza.

Z licznych badań nad ryzosferowymi mikroorganizmami wyłania się jednoznaczny obraz, że w warstwie gleby przyległej do korzeni roślin aż roi się do bakterii o wielokrotnie większej liczebności, w porównaniu z glebą na niewielkiej nawet odległości (Tabela 1). Przy

czym można wyróżnić tu kilka stref o różnym zagęszczeniu kontaktów korzeń–gleba:

1. endoryzosferę – stanowią ją bakterie wnikające do epidermy i kory korzenia zwane często endofitami;
2. ektoryzosferę – obszar bezpośrednio przylegający gleby do komórek epidermy wraz z mikroorganizmami, o grubości do kilku milimetrów;
3. ryzoplanę – strefę mikroorganizmów, które przylegają ściśle do korzeni.

Natomiast pod pojęciem mikoryzy rozumiemy dziś specyficzne współzycie roślin z grzybami; wyróżnia się tu:

1. ektomikoryzę – tworzą ją głównie rośliny drzewiaste z makromycetes;
2. endomikoryzę – tworzą ją głównie rośliny zielne z mikromycetes;
3. ekto- i endomikoryzę – mikoryzę mieszaną;
4. w skład mikoryzy wchodzi jeszcze bakterie pomocnicze MHB (ang. microbial helper bacteria), których roli jeszcze nie znamy (STRZELCZYK 1988, TURNAU 1999, KRUPA 2004).

Liczne badania nad bakteriami ryzosferowymi wykazały jednoznacznie, że korzenie roślin zasiedlane są głównie przez bakterie Gram ujemne, wśród których na pierwsze miejsce wysuwają się bakterie z rodzaju *Pseudomonas* (LYNCH 1990, RUSSELL 1997, BADURA i współaut. 2001, GOTTLIEB 2002, ŻARNOWSKI 2002). To one promują zdrowotność roślin, odgrywając wielką rolę w hamowaniu (supresji) wielu infekcji. Niektórzy autorzy przyjmują nawet, że pewne szczepy bakterii z tego rodzaju są jedynymi, bardzo efektywnymi czynnikami kontrolującymi układ gospodarz–patogen. Prawdopodobnie nieco inną rolę, choć nie do końca wyjaśnioną, pełnią bakterie Gram dodatnie. Także obecność w tkankach korzeni roślinnych mikroorganizmów – endofitów – wyraźnie zwiększa oporność (ang. resistance) na patogenne nicianie hamując ich atak.

Także endomikoryzy, jak dziś się uważa, zwiększają stabilność roślin przeciw infekcjom grzybów patogennych. Ale nie tylko jest to obrona przed patogenami. Również mikroorganizmy wchodzące w skład ryzosfery czy mikoryzy stymulują bardzo wyraźnie pobieranie składników biogennych i tym samym przyczyniają się do zwiększania zasymilowanej biomasy (Tabela 2), a także wtórne metabolity o charakterze hormonów stymulują wyraźnie wzrost korzeni.

Przyjmuje się nawet, że same gleby, dzięki współistnieniu w niej mikroorganizmów, są odporne w stosunku do niektórych patogenów roślin. Przy czym, pod pojęciem oporności gleby rozumie się tu taki układ glebowy, w którym obecne są patogeny, ale nie powodują one istotnego porażenia wrażliwej rośliny, chociaż warunki środowiska mogłyby sprzyjać rozwojowi choroby.

Jeżeli na układy przyrodnicze spojrzeć nie jak na przypadkową zbieralinę organizmów zasiedlających dostępne przestrzenie abiotyczne i korzystające tylko z substratów odżywczych, lecz jak na układy wzajemnych oddziaływań wszystkich elementów – gleby, mikroorganizmów i roślin, a więc jak na układy systemowe – ekosystemy czy agrosystemy, to rola i znaczenie mikroorganizmów w tych

Tabela 1. Liczebność różnych grup mikroorganizmów w 1 g gleby i ryzosfery.

Mikroorganizmy	Ryzosfera	Gleba	Stosunek R/G
Bakterie	120×10^7	5×10^7	24,0
Amonifikatory	500×10^6	4×10^6	125,0
Denitryfikatory	126×10^6	1×10^5	1260,0
Grzyby	12×10^5	1×10^5	12,0
Protozoa	23×10^2	10×10^2	2,4

Za wszystkie te właściwości odpowiedzialne są, jak dziś uważa się, specyficzne wydzieliny – wtórne metabolity, wydzielane przez liczne i przeróżne mikroorganizmy bytujące w glebach i na korzeniach, jak również specyficzne wydzieliny korzeniowe charakterystyczne dla każdej rośliny. To one wywierają między innymi określony wpływ na mikroorganizmy, które z kolei tworzą określone zespoły – RSMC (ang. rhizosphere specific microbial commun-

układach) nabiera zupełnie innego wymiaru. Bardzo właściwie ujął tę myśl leśnik z długoletnią praktyką, SZABLA (2004), pisząc: „Stan życia biologicznego gleb leśnych decyduje w dużym stopniu o aktualnej i przyszłej i stabilności „lasu”, a zatem o jego: zdrowotności, rozwoju, przyroście masy itp., głównie przez właściwy obieg materii, jej dostępność, a także relacje pomiędzy organizmami symbiotycznymi, patogenicznymi i saprofitycznymi”.

Tabela 2. Wpływ mikroorganizmów na pobieranie jonów manganu i wzrost roślin *Hordeum vulgare* po 3 tygodniach hodowli (wg RUSSELLA 1977).

Pożywka	Typ hodowli	Pobieranie Mn przez korzenie	$\mu\text{g/g}$ s.m. pędów
Sterylna	Sterylna	247,7 +/- 18,4	8,6 +/- 0,3
Nie sterylna	Sterylna	506,4 +/- 46,8	12,7 +/- 0,3
Nie sterylna	Nie sterylna	1366,4 +/- 69,6	21,5 +/- 1,4

ity) o biologicznym znaczeniu, dzięki którym powstają biologiczne systemy kontrolne BSM (ang. biological system management). Podobne biologiczne znaczenie mają organizmy tworzące różnego typu mikoryzy które pełnią przeróżne funkcje (DOMINIK 1961). Dzisiaj przyjmuje się również, że pełnią one między innymi rolę bioprotektorów, czy bioregulatorów (BORKOWSKA 2004).

Mikroorganizmy są więc istotnym elementem prawidłowego funkcjonowania systemów przyrodniczych. Jakikolwiek i czymkolwiek wywołane wyniszczenie drobnoustrojów w glebach doprowadzić musi do recesji danego systemu: eko- czy agrosystemu. Nic więc dziwnego, że w krajach, w których przez lata doprowadzano do erozji gleby i niszczenia w niej życia biologicznego przez nadmierne, wyłącz-

nie mineralne nawożenie, zaczyna się stosować przeróżne licencjonowane preparaty efektywnych mikroorganizmów – EM (ang. effective microorganisms). Orędownikiem tej idei jest prof. Teruo Higa z Japonii (HIGA 2003), a zagadnieniom tym poświęca się w literaturze naukowej wiele uwagi. Jeżeli jednak przyjrzymy się bliżej, jakie biologiczne składniki wchodzi w te preparaty, co jest niewątpliwie pewną tajemnicą objętą licencją, to okazuje się, że jednym z głównych składników są bakterie, między innymi bakterie fotosyntetyzujące, fermentacji kwasu mlekowego (*Lactobacillus*), promieniowce, drożdże, grzyby, nadto mikroorganizmy beztlenowce, jak również tlenowce szybko się rozmnażające. Jaką więc rolę pełnią te efektywne mikroorganizmy? Są to organizmy o wybranych, bardzo aktywnych fizjologicznych cechach, które zasiedlają systemy korzeniowe kielkujących i rozwijających się roślinek i tym samym wspomagają je w rozwoju. Jak należy przypuszczać, rośliny otrzymują więc w preparatach te mikroorganizmy, których im brakuje w zdegradowanych, zniszczonych, ubogich glebach, a które są im niezbędnie potrzebne do normalnego rozwoju, względnie nawet przetrwania w niekorzystnych warunkach. Stąd rośliny traktowane takimi preparatami wykazują większą oporność na czynniki zewnętrzne, na ataki patogenów i

charakteryzują się zwiększonym przyrostem biomasy. Można więc powiedzieć, że dawniej, gdy stosowano naturalne nawozy, gleby nie były degradowane, a rośliny w dużej mierze były odporne na ataki patogenów. Wprowadzanie więc li tylko nawozów nieorganicznych doprowadzało do degradacji gleby, z wszystkimi ekologicznymi, a tym samym zdrowotnymi konsekwencjami. Można więc zadać jeszcze jedno zasadnicze pytanie, czy należy, jak to ongiś przed wiekami bywało, stosować nawozy organiczne otrzymywane w sposób naturalny i zawierające wszystkie biologiczne elementy potrzebne dla prawidłowego rozwoju roślin, czy też stosować techniki szczepienia roślin efektywnymi mikroorganizmami – EM, jak to ma miejsce nie tylko w Japonii i w Azji ale nawet w Europie. Należy jednak zadać sobie pytanie, czy jest to właściwy kierunek, czy też uzmysłować, a raczej przypomnieć sobie, że nawozy organiczne są rezerwuarami przeróżnych, niezbędnych pierwiastków biogennych i efektywnych mikroorganizmów, ale nadto są one czynnikami glebotwórczymi, ze wszystkimi pozytywnymi zespołami fizycznych czynników sorpcyjnych i chemicznych czynników kompleksujących. Równocześnie stanowią one także istotny czynnik przeciwdziałający erozji gleby.

LITERATURA

- BADURA L., 2003. *Problemy mikrobiologii gleby*. Roczniki Gleboznawcze, LIV, 5–11.
- BADURA L., KRZUŚ G., WIELGOSZ E., 2001. *Oddziaływanie kadmu na bakterie glebowe i ryzosferowe pomidorów w różnych fazach rozwojowych*. Ann. UMCS 56, 167–174.
- BORKOWSKA B., 2004. *Dlaczego mikoryza*. [W:] *Dlaczego mikoryza jest szansą sukcesu dla roślin i ogrodniczych i leśnych?*. Wyd. Wieś Jutra, Warszawa, 14–18.
- DE LEIJ F. A., WHIPPS J. M., LYNCH J. M., 1993. *The use of colony development for the characterization of bacterial communities in soil and root*. Microb. Ecol. 27, 81–97.
- DOMINIK T., 1961. *Studium o mikoryzie*. Folia Forest. Pol., Ser. A (Leśnictwo) 5, 3–187.
- FROSTEGARD A., TUNLID A., BDDTH E., 1993. *Phospholipids fatty acid decomposition, biomass, and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals*. App. Environ. Microbiol. 59, 3605–3617.
- GOTTLIEB M., 2002. *Czynniki determinujące zdolność bakterii z rodzaju Pseudomonas do kolonizowania systemu korzeniowego*. Post. Mikrobiol. 41, 277–297.
- HATTORI T., 1985. *Kinetics of colony formation of bacteria an approach to the basis of the plate count method*. Rep. Inst. Agric. Res., Tohoku Univ. 34, 1–36.
- HIGA T., 2003. *Rewolucja w ochronie naszej planety*, Fundacja „Rozwój SGGW”. Warszawa.
- HILL G. T., MITKOWSKI N. A., ALDRICH-WOLFFE L., EMELE L. R., JURKONIE D. D., FICKE A., MALDONALD-RAMIREZ S., LYNCH S. T., NIELSON E. B., 2000. *Methods for assessing the composition and diversity of soil microbial communities*. Appl. Soil Ecol. 1, 25–36.
- HUANG P. M., BOLLAG J. M., SENESI N., 2002. *Interaction between soil particles and microorganisms*. John Wiley, New York.
- KOZDRÓJ J., VAN ELSAS J. D., 2000. *Structural diversity of microorganisms in bhemocal – perturbed soil assessed by molecular and cytochemical approaches*. J. Microbiol. Meth. 43, 197–212.
- KRUPA P., 2001. *Związani na śmierć i życie, czyli mikoryza drzew*. [W:] *Centrum Studiów nad Człowiekiem i Środowiskiem*. Wyd. Uniwersytet Śląski, Katowice, 223–234.

- KRUPA P., 2004. *Ektomikoryzy i ich znaczenie dla drzew rosnących na terenach zanieczyszczonych metalami ciężkimi*. Wyd. Uniwersytet Śląski, Katowice.
- KRZEMIENIEWSKA H., BADURA L., 1954. *Z badań nad mikoflorą lasu bukowego*. Acta Soc. Botan. Polon. 23, 545–587.
- LYNCH J. M., 1990. *The Rhizosphere*. J. Wiley, New York.
- RHEIMS H., RAINEY F. A., STACKENBRANDT E., 1996. *A molecular approach to search for diversity among bacteria in the environment*. J. Indust. Microbiol. 17, 159–169.
- RUSSELL R. S., 1977. *Plant Root Systems*. McGraw-Hill, London.
- SKIBA S., 2002. *Gleba w środowisku przyrodniczym*. [W:] *Aktywność drobnoustrojów w różnych środowiskach*. Wyd. Akademia Rolnicza, Kraków, 157–170.
- STRZELCZYK E., 1988, *Niektóre wzajemne oddziaływania biologiczne mogące zachodzić w mikoryzie*. [W:] *Ekologiczne aspekty mikrobiologii gleby*. Poznań, 31–41.
- SZABLA K., 2004. *Efekty stosowania sadzonek mikoryzowanych w zalesianiu gleb zdegradowanych*, [W:] *Dlaczego mikoryza jest szansą sukcesu dla roślin ogrodniczych i leśnych?* Wyd. Wieś Jutra, Warszawa, 41–53.
- TURNAU K., 1999. *Mikoryza – partnerstwo w walce ze stresem środowiskowym na przykładzie terenów o podwyższonej zawartości metali ciężkich*. [W:] *Centrum studiów nad człowiekiem i środowiskiem*. Wyd. Uniwersytet Śląski, Katowice, 18–21.
- ŻARNOWSKI R., 2002. *Porównanie zespołów bakterii endoryzosferowych i ryzosferowych wybranych roślin w wykorzystaniu analizy 16 rDNA i białek komórkowych*. Rozprawa Doktorska, Akademia Rolnicza, Wrocław.